17

Ueber die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Thieren.

Von

Max Schultze.

Hierzu Tafel XXII.

Sehen ist Umwandlung derjenigen Bewegung, auf welcher das Licht beruht, in eine andere Bewegung, welche wir Nervenleitung nennen. Um die Umsetzung der einen Bewegung in die andere zu vermitteln, sind besondere Vorrichtungen nöthig, und diese haben wir an denjenigen Stellen des Auges zu suchen, wo die Sehnervenfasern endigen. Hier müssen die Schwingungen des Lichtäthers mit den Nervenfasern in eine solche Berührung kommen und eine solche Form annehmen, dass ihre Absorption eine Bewegung im Nerven einleitet, mit anderen Worten dass sie die Nervenfasern reizen, und zwar je nach ihrer Länge (Farbe) verschieden, wie sich dies in der Farbenperception ausdrückt. Die Endigung findet statt bei den Wirbelthieren und dem Menschen in einer Schicht der Netzhaut, welche die Stäbchen und Zapfen enthält, diese letzteren stehen selbst mit den Nervenfasern in Verbindung und von einem Theile jedes derselben, dem sogenannten Aussengliede, haben wir Ursache anzunehmen, dass es den gesuchten Apparat darstelle, vermittelst dessen die Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenbewegung geschieht. Dieser Theil stellt einen cylindrischen oder conischen Stab dar, gebildet aus einer durchsichtigen Substanz von sehr starkem Lichtbrechungsvermögen, welche Substanz aber nicht homogen ist, sondern aus abwechselnden Scheibchen zweier verschiedener Substanzen zusammengesetzt ist, welche sich unter An-

derem durch ihr Quellungsvermögen von einander unterscheiden. [1]) Stark lichtbrechende Scheibchen von weniger als 1/2 Mikromillimeter (0,0005 mm.) Durchmesser, in ihrer Zahl nach der Länge der Stäbchen schwankend, sind durch mindestens ebenso dünne Schichten einer Kittsubstanz zusammengehalten. Unter Anwendung passender Flüssigkeiten gelingt eine Ablösung der Plättchen, also eine sehr vollständige Auflockerung oder Auflösung der Kittsubstanz ohne Veränderung des Flächendurchmessers der Scheibchen, vielleicht auch ohne Quellung in die Dicke. Jedenfalls berechtigt der unzweifelhaft vorhandene bedeutende Unterschied in dem Quellungsvermögen zu der Annahme eines Unterschiedes auch im Brechungsindex beider Substanzen, der Plättchen- und der Kittsubstanz. [2])

1) Vergl. meinen Aufsatz: „Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina" in diesem Archiv Bd. III. 1867. S. 215.

2) Dass viele Aussenglieder der Stäbchen im ganz frischen Zustande in humor aqueus oder Glaskörperflüssigkeit untersucht die Querstreifung nicht erkennen lassen, welche andere. bei denen eben die ersten Grade der Quellung eingetreten zu sein scheinen, so deutlich zeigen, hat zu der Annahme Veranlassung gegeben, dass die Differenzirung in Plättchen eine Leichenerscheinung sei und im Leben gar nicht existire. Wer mit starken Vergrösserungen die Veränderungen beobachtet, welche ganz frische Stäbchen, zumal die grossen der Amphibien, in Glaskörperflüssigkeit allmählig eingehen, und wie verschiedene Reagenzien auf dieselben einwirken, wird zwar für die Regelmässigkeit des Auftretens der lamellösen Structur und die Ablösung von Plättchen eine andere plausible Erklärung meines Erachtens nicht zu geben vermögen als die, dass die Differenzirung im Leben vorhanden sein müsse, wenn sie auch erst durch Quellungen sichtbar werde. Denn welche Analogie wäre anzuführen für das Auftreten der haarscharfen feinen Querstreifung, deren Regelmässigkeit an die unserer Diatomeen-Probeobjecte erinnert und für die Ablösung von Scheibchen durch Gerinnungsprocesse oder wie man solche im Leben nicht vorhandene erst im Tode auftretende Gewebsveränderungen sonst nennen wollte. Aber immerhin bleibt die Frage zu beantworten, wie kommt es, dass ein grosser Theil der ganz frisch untersuchten Stäbchen in derselben Zusatzflüssigkeit, in welcher der lamellöse Bau nach kurzer Zeit deutlich hervortritt, anfangs keine Andeutung desselben zeigt. Nach meiner Ueberzeugung ist der Grund davon allein darin zu finden, dass die Plättchen im frischen Stäbchen so dünn sind, dass unsere Mikroskope zur Erkennung ihrer Grenzlinien nicht ausreichen. dass dies vielmehr erst möglich ist. wenn durch Quellung entweder die Zwischensubstanz oder das Plättchen selbst einen grösseren Dickendurchmesser angenommen hat. Diese Ansicht wird sich Jedem aufdrängen, der frische Stäbchen (etwa vom Frosch) bei den stärksten Vergrösserungen abwechselnd bei centrischer und bei schiefer Beleuchtung

Existirt ein solcher, so stellt das Aussenglied für die mehr oder weniger genau in der Richtung seiner Längsaxe einfallenden Lichtstrahlen einen stark reflectirend wirkenden Apparat dar entsprechend einem Satz Glasplatten, welche durch dünne Luftschichten von einander getrennt sind. Wir haben Ursache anzunehmen, dass allein auf dieser Reflexion das Leuchten der Augen beruht in allen den Fällen, wo wie beim Menschen ein Tapetum, eine reflectirend wirkende Chorioidschicht nicht existirt. Ein grosser Theil des einfallenden Lichtes gelangt aber im Auge zur Absorption. Eine solche findet statt in allen durchsichtigen Augenmedien, aber in keinem derselben voraussichtlich so stark wie in den aus zahlreichen dünnen Plättchen geschichteten Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen, in denen das Licht an den spiegelnden Flächen tausendfach hin und her geworfen wird. Kann Empfindung von Licht nur auf vorgängige Absorption folgen, wie nach dem Gesetz der Erhaltung der Kraft angenommen werden muss, so ist die Plättchenstructur der Aussenglieder, welche die Absorption begünstigt, unzweifelhaft von grosser Bedeutung für den vorausgesetzten Zweck dieses Theiles des Sehapparates.

Noch nach einer andern Richtung hin aber scheint die Plättchenstructur von Bedeutung für den Vorgang der Lichtempfindung. Die Abstände der spiegelnden Flächen in den Aussengliedern von einander sind nach den vorhandenen Messungen jedenfalls nicht grösser als die Länge der Lichtwellen in den verschiedenen sicht-

betrachtet, und wie bei den schwierigsten Diatomeen-Probeobjecten (etwa Nitschia oder Frustulia saxonica) mit Hülfe eines drehbaren Objecttisches eine zur Erkennung von Querlinien möglichst günstige Einfallsrichtung des Lichtes aufsucht. Bei solcher Behandlnng beobachtet man an vielen Stäbchen bei schiefer Beleuchtung eine feine Querstreifung, haarscharf und in durchaus gleichen Abständen gezogen, die etwa 0,3 Mik. betragen, also die Grenze der überhaupt erkennbaren Linien-Abstände erreichen. Nach und nach wird die Streifung auch für centrisches Licht wahrnehmbar weil gröber, endlich mit deutlich erkennbarer nicht unansehnlicher Verlängerung des Stäbchens tritt Zerklüftung in der Richtung der Querlinien und Abspaltung ein. Diese Erscheinungen erklären sich vollständig aus der Annahme, dass die Dicke der Plättchen wie der Kittsubstanz im Leben weniger als 0,3 Mik. betrage und demnach die Grenzen derselben für unsere Mikroskope nicht wahrnehmbar seien. Mit den ersten Spuren von Quellung nimmt der Durchmesser einer der beiden Substanzen zu, die Streifung wird uns sichtbar zuerst für schiefes Licht, dann auch für centrisch einfallendes.

baren Theilen des Spectrums. Bei verschiedenen Thieren, verschiedenen Methoden, und beeinflusst durch begonnene Quellung fallen die Maasse etwas verschieden, jedenfalls eher zu gross als zu klein aus, die Schwankungen in den bisherigen Angaben halten sich zwischen 0,3—0,8 Mikromillimeter, d. i. ungefähr die Länge der Lichtwellen vom violetten bis zum rothen Theil des Spectrums. Dieser Umstand hat Dr. W. Zenker in Berlin veranlasst, einer Vorstellung Raum zu geben über die Art der Umwandlung der Lichtwellen innerhalb der Stäbchenaussenglieder, welche in bestimmterer Weise den Weg bezeichnet, wie jene das Licht behufs Umwandlung in Nervenleitung verarbeiten, als in dem ziemlich vagen Begriff der Absorption ausgedrückt liegt, und welche vornehmlich für die Farbenperception die Grundlage einer mechanischen Theorie bietet.[1]) W. Zenker geht von dem Gedanken aus, dass bei jeder Reflexion von Licht, wie bei jeder Reflexion transversaler Schwingungen überhaupt, stehende Wellen entstehen müssen. Für das Licht wird dabei natürlich vorausgesetzt, dass (wie Fizeau wahrscheinlich gemacht hat) eine gewisse hintereinander folgende Zahl von Schwingungen in derselben Ebene stattfinde, mit andern Worten, dass das gewöhnliche Licht zusammengesetzt sei aus in den verschiedensten Ebenen schwingendem polarisirten, so etwa das hintereinander 50,000 Schwingungen in der einen, andere 50,000 in einer benachbarten, und wieder 50,000 in einer dritten Ebene u. s. f. schwingen. Das Licht, welches in die geschichteten Aussenglieder eintritt, so schliesst Zenker, wird in demjenigen Theile, d. h. derjenigen Farbe, deren Wellenlänge in einer bestimmten Beziehung zu dem Abstande der spiegelnden Flächen steht, in stehende Wellen verwandelt und da dieser Wellenform eine grössere mechanische Kraft mit Rücksicht auf locale Reizung, tetanisirende Wirkung, zugeschrieben werden darf, als den laufenden Wellen, so soll dieser in stehende Wellen verwandelte Theil allein oder vorzugsweise zur Wirkung auf die Nervensubstanz kommen. Zur Umwandlung der laufenden in stehende Wellen gehört ein Abstand der spiegelnden Flächen von $1/2$ oder einem Vielfachen von $1/2$ der Länge der laufenden Wellen, welche Abstände wir dem Obigen zufolge in den Aussengliedern annehmen dürfen. Dieselben liegen meist unter 0,5 Mik.

---

1) Versuch ein. Theorie der Farbenperception. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. III. p. 249.

Jedenfalls spielt auch hier wieder die Absorption eine grosse Rolle. Sei es nun, dass diese allein, oder dass die Bildung stehender Wellen die Hauptsache in der Function der Aussenglieder sei, jedenfalls liess sich erwarten, dass wenn die geschichteten Stäbe wirklich der gesuchte Hülfsapparat sind zur Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenbewegung, dieselben nicht nur den Wirbelthieren zukommen, sondern die Enden aller Sehnerven in der gesammten Thierreihe auszeichnen würden. In meinen »Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten, Bonn 1868« habe ich den Nachweis geliefert, dass solche geschichtete Stäbe einen sehr wesentlichen Theil des Sehapparates auch der Gliederthiere ausmachen. Meine an der Küste des Mittelmeeres fortgesetzten Untersuchungen haben ein ganz allgemeines Vorkommen derselben bei allen darauf untersuchten Gliederthieren des Meeres, bei Decapoden und Stomatopoden, bei denen auch Steinlin diese Stäbe beschreibt, bei Amphipoden und Isopoden ergeben. Bei den Mollusken, deren vollkommenste Augen, die der Cephalopoden, wir zumal durch Hensen's Untersuchungen genau kennen, waren noch keine geschichteten Stäbe bekannt. Ich habe dieselben bei Cephalopoden und Heteropoden in ausserordentlicher Vollkommenheit entwickelt angetroffen [1]).

Die genannten Mollusken erlauben auch eine sehr befriedigende und bei andern Thieren bisher nicht gewonnene Einsicht in das Verhältniss der Nerven-Endfäserchen zu den geschichteten Stäben, ein Fortschritt, der durch die Untersuchungen Hensen's angebahnt, doch erst jetzt mit der Auffindung der Plättchenstructur seine volle Bedeutung entfalten kann.

Die Stäbchenschicht der Cephalopoden und Heteropoden setzt sich aus dreierlei verschiedenen Elementen zusammen, erstens aus den lamellös geschichteten Stäben, nach Bau und Lichtbrechung entsprechend den Aussengliedern der Wirbelthierstäbchen, zweitens aus feinsten Nervenfibrillen, welche von jenen lamellösen Stäben mehr oder weniger vollständig umgeben werden oder ihnen dicht anliegen, und drittens aus körnigem Pigment von dunkel braunschwarzer Farbe, in seiner Menge sehr variirend. Die Art des Nebeneinanderseins dieser dreierlei Elemente und ihre Verbindung

1) „Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden." Dieses Archiv Bd. V p. 1.

mit einander ist bei den genannten Thieren manchen Verschiedenheiten unterworfen. Dennoch lässt sich nicht verkennen, dass etwas Gesetzliches, allgemein Wiederkehrendes in dem Verhältniss derselben zu einander existirt und dies ist: die lamellös geschichtete Substanz steht nicht in Continuität mit den Nervenfibrillen, diese verlaufen entweder in einem rings geschlossenen Canal der ersteren oder liegen der Oberfläche derselben an. Die lamellöse Stäbchensubstanz bildet entweder solide Pallisaden, dann betten sich die Nervenfasern in hohlkehlenartigen Furchen der Oberfläche derselben, oder sie stellt einen im Querschnitt viertelmondförmigen Stab dar, dann liegen die Nervenfasern in der Concavität wieder der Oberfläche an, oder die lamellöse Substanz wird zu einem hohlen Stabe, der viertelmondförmige Querschnitt vervollständigt sich zu einem Ringe, dann liegen Nervenfasern im Innern des Stabes. Auch können viele Stäbe mit hohlkehlenartigen Furchen an der Oberfläche, mit den Leisten zwischen den Hohlkehlen aneinanderstossend, zusammenwachsen, dann liegen die Nervenfasern wieder in geschlossenen Röhren der lamellösen Substanz, welche letztere dann nicht mehr in einzelne Stäbe trennbar ist. Wo körniges dunkles Pigment in der Stäbchenschicht enthalten ist, liegt dasselbe ebenfalls in den Canälen und Furchen der lamellösen Pallisaden oder Halbrinnen, und hüllt streckenweis die Nervenfibrillen ein, oder begleitet sie. Bei manchen Arten sind die letztere bergenden Canäle gegen den Glaskörper mit Pigment vollständig verstopft, so dass das Licht die Nervenendfasern nicht direct, sondern nur auf dem Wege der lamellösen Substanz treffen kann.

Was sich aus dieser Anordnung für die physiologische Bedeutung der Bestandtheile ergiebt, ist einfach. Die lamellöse Substanz in Form von Stäben, Halbrinnen etc. ist dem Lichte stets zugänglich, nie von Pigment bedeckt oder durchsetzt, wird also durchstrahlt. Die lamellöse Structur bedingt höchst complicirte, für den Sehakt wahrscheinlich fundamental wichtige Reflexionen, und vermittelt eine bedeutende Absorption. Die Nervenprimitivfibrillen, die Endfasern des Sehnerven, liegen der innern oder äussern Oberfläche der geschichteten Stäbe an, enden vielleicht schliesslich in ihrer Substanz, sind jedenfalls der Einwirkung der durch die lamellöse Substanz veränderten Lichtwirkung ausgesetzt. Dunkles

Pigment endlich begleitet an vielen Stellen diese Nervenfasern, was für die Isolirung derselben und die Absorption überflüssigen Lichtes von Wichtigkeit sein muss. Der Umstand endlich, dass bei vielen Cephalopoden die die Nervenfasern umschliessenden Canäle gegen den Glaskörper von dunklem Pigment vollkommen ausgefüllt sind, so dass kein Lichtstrahl diese Fasern direct treffen kann, das Licht vielmehr nur auf dem Wege der lamellösen Substanz auf die Nervenfasern einwirken kann, weist uns mit unwiderleglicher Sicherheit darauf hin, dass wir auf dem richtigen Wege sind, wenn wir jeder Betrachtung über die Einwirkung des Lichtes auf die Nervenfasern die Frage nach der Veränderung des Lichtes in der lamellösen Substanz zu Grunde legen.

Von dieser Klarheit der anatomischen und physiologischen Verhältnisse sticht in betrübender Weise ab, was wir von der Beziehung der Nervenfasern zu den geschichteten Stäben der Wirbelthiere und des Menschen wissen. Die Beziehung der Nervenendfäserchen der Netzhaut zu den lamellösen Stäben wird von verschiedenen Forschern auf verschiedene Weise aufgefasst, eine Uebereinstimmung hat sich nicht erzielen lassen, aus dem Stande der Sache lässt sich vielmehr mit einiger Sicherheit entnehmen, dass die wahren Endverhältnisse der Sehnervenfasern gradezu noch unbekannt sind. Aber wie die Auffindung der geschichteten Stäbe bei den Wirbellosen von den Befunden bei den Wirbelthieren aus erfolgt war, so liess sich hoffen, dass die bei den Mollusken entdeckte Beziehung der Nervenfasern zu der lamellösen Substanz wieder die Grundlage zu neuen Entdeckuugen bei den Wirbelthieren abgeben werde. Denn besteht bei den Cephalopoden und Heteropoden, wie nunmehr nachgewiesen ist, ein solches Verhältniss, dass die Nervenendfasern im Innern oder auf der Oberfläche der geschichteten Stäbe verlaufen, als isolirbare Fibrillen, denen zugleich das Pigment der Stäbchenschicht folgt, so ist wieder zu erwarten, dass dies Verhältniss im Wesentlichen auch bei den übrigen Thieren in gleicher Weise obwalten werde. Hiermit ist der Gesichtspunkt bezeichnet, von welchem aus ich eine neue Untersuchung der Stäbchen und Zapfen der Wirbelthier-Retina unternahm.

Natürlich war hier in erster Linie die streitige Angelegenheit mit dem sogenannten Ritter'schen Faden in's Reine zu bringen.

Es ist von mehreren Forschern, zuerst bestimmter von Ritter an Wirbelthierstäbchen je eine Centralfaser beschrieben und als

das eigentliche Nervenende bezeichnet worden. [1]) Krause konnte diese Centralfaser nur im Innengliede erkennen und liess dieselbe an einem das Ende des letzteren einnehmenden Körper, seinem Optikus-Ellipsoid endigen. Mit dem von mir geführten Nachweis der lamellösen Struktur der Aussenglieder, durch welche die letztern ihrer Function nach wesentlich als Reflexionsorgane bezeichnet sind, musste die Ansicht, dsss das Nervenende im Innengliede lagere, auf den ersten Blick sehr annehmbar erscheinen. Betrachtungen aber, wie sie W. Zenker anstellte, denen zufolge die Dicke der Lamellen der Aussenglieder oder der Abstand der spiegelnden Flächen von einander mit einer eigenthümlichen, die Perception ermöglichenden Verarbeitung der Lichtwellen zusammenhänge, mussten es wieder wahrscheinlicher machen, dass die Nervensubstanz bis in die Aussenglieder hineinreiche. Da ich mich von der Existenz der sogenannten Ritter'schen Fasern in den Aussengliedern nicht zu überzeugen vermochte, dagegen eine Continuität der Substanz von Innen- und Aussengliedern wenigstens an der Oberfläche beider bestimmt erkannte, hielt ich es für das Wahrscheinlichste, dass die Grundmasse der ganzen Aussenglieder nervös sei, in welche die stärker lichtbrechenden Plättchen, wie etwa die Disdiaclasten-Scheiben der quergestreiften Muskelfaser eingelagert seien. [2]) Dagegen hält Hensen an der Existenz der centralen Faser der Aussenglieder fest. [3])

Hensen's Angaben lauten sehr bestimmt, und es liegt auf der Hand, dass falls die anatomische Untersuchung mit ihnen abschliesst, durch sie die gesuchte Analogie zwischen Mollusken- und Wirbelthier-Netzhaut in der Hauptsache hergestellt ist. Nur in einem Punkte fehlt die Uebereinstimmung, sind bei den Wirbelthieren Stäbchencanäle mit Nervenfibrillen vorhanden, wie Hensen annimmt, so enthalten dieselben doch niemals Pigment, wie dies bei den Cephalopoden der Fall ist. Allerdings sind bei letzteren grosse Schwankungen in dem Pigmentgehalte dieser Canäle zu beobachten, aber bei Wirbelthieren kommt bei keiner der bisher untersuchten

1) Die Geschichte dieser Fasern entwickelt ausführlich Hensen in Virchow's Archiv Bd. 39, p. 484.

2) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. III, p. 222, 242.

3) Virchow's Archiv etc. Bd. XXXIX. p. 486. Vergl. auch dieses Archiv Bd. IV. p. 347.

Arten, weder bei den niedersten Fischen und Amphibien, noch bei den höchstentwickelten Säugethieren auch nur die geringste Spur von Pigment im Innern der Stäbchen vor.

Die Untersuchung der Stäbchen im frischen Zustande gewährt, wie alle bezüglichen Beobachter zugeben, keinen vollkommen genügenden Aufschluss. Auch die neuesten ausgezeichneten stärksten Linsensysteme von Hartnack und Gundlach haben mich nicht weiter gebracht, als dass sich in mir die Ueberzeugung befestigte, dass die mir zu Gebote stehenden Mittel zum Nachweise der Axenfasern nicht ausreichen. Der Gegenstand ist der Art, dass Meinungsverschiedenheiten über die Deutung der nur bei ungewöhnlich starken Vergrösserungen zu erhaltenden Bilder sehr erklärlich sind. Offenbar reichen die bisherigen Methoden nicht aus, und es bleibt nichts übrig, als sich nach neuen umzusehen.

In der Untersuchung der Cephalopodenstäbchen hatte sich mir die Anfertigung von Querschnitten sehr nützlich erwiesen. Es lag auf der Hand, dass diese Methode zunächst auf die dicken Stäbchen der Amphibien angewandt auch über die fraglichen Axencanäle Aufschluss geben konnte. Mit Hülfe der stärkeren, 1—2 procentigen Lösungen der Ueberosmiumsäure gelingt es, die Aussenglieder der Froschstäbchen in unveränderter Gestalt zu erhärten und zugleich schwarz zu färben. Querschnitte durch solche Stäbchen mussten den Axencanal als hellen Fleck umgeben von dunklem Rande zeigen, wie solche Bilder bei Cephalopodenstäbchen von mir gezeichnet sind. Die Anfertigung der Querschnitte gelang mir mit Hülfe der Einbettung in Paraffin und der Anwendung des mir von Prof. His empfohlenen von ihm bei seinen embryologischen Arbeiten benutzten Schneideapparates. [1]) Ich habe auf solche Weise die Stäbchen des Frosches in Scheiben zerlegt, welche die Untersuchung mit einer 1500—2000 mal. Vergrösserung zuliessen. Auch in den dünnsten Schnitten noch schwärzlich gefärbt durch die vorhergegangene Behandlung mit Ueberosmiumsäure hätten dieselben einen Axencanal oder deren mehrere, wenn solche vorhanden wären, deutlich zeigen müssen. Statt dessen boten alle das Bild vollkommen homogener, undurchbohrter Scheiben. Aber da die zur Einbettung in Paraffin nothwendige Entwässerung des Präparats und das Einschliessen der

1) Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. 1868, p. 181.

Schnitte in Balsam Veränderungen im Volumen und in der Lichtbrechung erzeugt, welche der vollen Beweiskraft der Schnitte Eintrag thun konnten, verliess ich die sehr mühsame Methode gern, als ich bemerkte, dass die Aussenglieder von Stäbchen, welche kurze Zeit in Ueberosmiumsäure ohne Quellung und in ihrer Form ganz unverändert erhärtet sind, beim Zerzupfen des betreffenden Retina-Abschnittes in Wasser theilweise in Scheibchen zerfallen, welche einzeln, wie Blutscheibchen, in der Flüssigkeit schwimmend ein ganz vorzügliches Präparat für die stärksten Vergrösserungen abgeben.

Die grössten derartigen Scheibchen erhielt ich von unseren einheimischen Tritonen. Ich legte die frisch aus dem eben abgeschnittenen Kopf enucleirten Augen ungeöffnet in eine 1procentige Osmiumsäurelösung und begann die Untersuchung nach 12 bis 24 Stunden, indem ich den Bulbus in Wasser abspülte, öffnete und einzelne Stücke der Retina in Wasser fein zerzupfte. Bei dieser Manipulation gewinnt man meist eine grosse Zahl abgesprengter Scheiben (Fig. 1), dickere und dünnere, von denen die dünnsten z. Th. nur von einem einzigen Elementarplättchen, die dickeren aus Gruppen solcher Plättchen gebildet sind. Die Stäbchen der Tritonen haben verhältnissmässig kurze, sehr dicke Aussenglieder (Fig. 2), auf deren Oberfläche sich die parallelen Längsstreifen sehr scharf markiren, welche ich an Fröschen, Tritonen, Salamander und Hecht zuerst beschrieb, und welche Hensen beim Frosch genauer untersucht und vorzüglich schön abgebildet hat. [1]) Es sind Leisten der Oberfläche, welche in der Richtung der Längsaxe oder den Anfang einer langgezogenen Spirale beschreibend von einem Ende des Aussengliedes bis zum anderen verlaufen und bei conischer Gestalt des letzteren, wie sie bei den Tritonen nicht bloss den kleinen Zapfensondern auch den grossen Stäbchen-Aussengliedern zukommt, gegen das Chorioid-Ende convergirend zusammenlaufen. Das Relief ist im frischen Zustande, bevor Quellung, Streckung und Plättchenzerfall eintritt, am besten zu sehen, erhält sich aber in den angeführten Lösungen von Ueberosmiumsäure meist unverändert. In gleicher Weise zeigen die Crenelirung der Oberfläche die abgesprengten Plättchen, und geben verglichen mit den Durchmessern frischer Stäbchen den sicheren Beweis, dass die Dimensionen durch den

1) Virchow's Archiv, Bd. 39, Tafel XII, Fig. 7.

Einfluss der Ueberosmiumsäure nicht verändert sind. Meines Erachtens sind die in Rede stehenden Präparate in ihrer Conservirung untadelhaft, so dass ich sie in keiner Beziehung für angreifbar halte mit Rücksicht auf die Entscheidung der Frage nach der Existenz des gesuchten Axencanals.

Die abgesprengten Plättchen sind meist annähernd kreisförmig begrenzt und zeigen eine ringsum ziemlich gleichmässige Crenelirung, gebildet durch dicht nebeneinander liegende halbkreisförmig begrenzte Vorsprünge, deren Zahl bei den dicksten Aussengliedern von Triton cristatus 24—30 beträgt, bei dünneren auf 16—20 herabsinkt. Die Zwischenräume zwischen den Vorsprüngen sind entweder spitzwinkelig begrenzt oder in der Tiefe etwas abgerundet. Bei dem starken Lichtbrechungsvermögen der Stäbchensubstanz, welche sich auch an den in Wasser schwimmenden abgesprengten Plättchen geltend macht und um so mehr hervortritt, je dicker das Scheibchen, d. h. je länger der abgesprengte Stäbchentheil ist, dem man auf den Querschnitt sieht, erscheint der crenelirte Rand stark glänzend, und durch Heben und Senken des Tubus kann man an dickeren Scheiben leicht helle Lichtpunkte zur Wahrnehmung bringen, welche von den Crenelirungen des Randes erzeugt werden. An den dünnsten Plättchen tritt diese Lichterscheinung mehr zurück. Hensen bildet die Lichtpunkte an den von ihm gezeichneten optischen Quer- und Schrägschnitten (l. c. Fig. 7, A, B) vom Froschstäbchen ab, als wenn sie den Querschnitten von Fasern entsprechen. An den dünnsten abgesprengten Plättchen ist eine Begrenzung von drehrunden Fasern nicht zu erkennen, vielmehr sieht man die Substanz der Vorsprünge unmerklich in die Substanz des Plättchen-Innern übergehen, doch scheint die Rindenschicht das Licht ein wenig stärker zu brechen als das Innere. Dieses letztere nun zeigt sich vollkommen homogen, ohne jede Spur körniger Einlagerung, ohne die geringste Lücke, welche der Ausdruck eines querdurchschnittenen Canales sein könnte. Die je nach der Dicke der Scheiben mehr oder minder intensiv vorhandene bläulich-schwarze Osmiumfärbung ist über die ganze Fläche gleichmässig entwickelt. Dagegen treten in manchen Plättchen Andeutungen einer radiären Zerklüftung auf, welche von den Zwischenräumen zwischen den Leisten der Oberfläche ausgehen und mehr oder weniger tief in das Innere hineinreichen, auch von verschiedenen Seiten her im Centrum oder an einer etwas excen-

trisch gelegenen Stelle zusammentreffen und selbst zu dem Ausfallen von Kreisausschnitten führen können (Fig. 1, b). Diese Neigung zu radiärem Zerfall erklärt nunmehr auch die bei beginnender Quellung frischer Stäbchen manchmal auftretenden von mir früher beschriebenen Längsspalten und Schlitze der Oberfläche. [1])

Die ungemein klaren Bilder der erwähnten Plättchen der Stäbchen von Tritonen gestatten meines Erachtens keinen Zweifel darüber, dass die Stäbchen Axencanäle mit Nervenfasern nicht enthalten. Vollkommen gleiche nur etwas kleinere Scheibchen erhält man von den Froschstäbchen (Fig. 1 A). Die Crenelirung der Oberfläche, die radiäre Zerklüftung, die Homogenität des Innern ist an den dünnsten, kaum noch schwärzlich gefärbten Plättchen am besten zu erkennen. Die Abbildung zeigt wie die von den Tritonenstäbchen, dass manche Abweichungen von der regelmässig cylindrischen Gestalt vorkommen. Der Querschnitt kann eiförmig, halbmondförmig, drei- oder viereckig mit abgerundeten Ecken sein. Häufig kommt in der Kreisscheibe ein einspringender Winkel vor (Fig. 1 x), dessen Begrenzung auch wieder feine Crenelirung zeigt, so dass derselbe nicht mit den radiären Zerklüftungen, die erst durch das Reagenz entstehen und glatte Ränder haben, zu vergleichen ist. Auch die Stäbe der Säugethiere und des Menschen geben nach kurzer Erhärtung in concentrirten Lösungen von Ueberosmiumsäure ähnliche Präparate. Sie zerbrechen theilweise bei der Präparation in kurze Stücke und dünne Plättchen, welche meist mit starker Molecularbewegung in der Flüssigkeit umherschwimmen. Ich habe solche vom Meerschweinchen in Fig. 1 B. abgebildet, wie sie bei 1000—1500maliger Vergrösserungen erscheinen. Ihre meist kreisförmige Begrenzung zeigt sich nicht vollkommen glatt, sondern ein wenig rauh, wie mit Körnchen oder Zäckchen besetzt, was dem crenelirten Rande der Amphibienstäbchen zu entsprechen scheint, ihr Inneres ist, soweit die Kleinheit des Objectes zu erkennen erlaubt, homogen. Die frischen Stäbchen der Säugethiere in situ von den Chorioid-Enden aus betrachtet zeigen einen zuerst von mir, später von Hensen besprochenen dunklen Fleck im Centrum, dessen Deutung mir zweifelhaft blieb, den Hensen für den Ausdruck eines Centralcanales oder einer Centralfaser zu halten geneigt ist. Die abgesprengten Stücke der in Ueberosmiumsäure wohl con-

---

1) Dieses Archiv, Bd. III. Tafel XIII. Fig. 11, g, p. 246.

servirten Stäbchen zeigen, wenn sie dünne Scheibchen darstellen, Nichts von diesem scharfumschriebenen Fleck der Querfläche. An dickeren Scheibchen habe ich beim Heben und Senken des Tubus hie und da einen verwaschenen hellen oder dunkeln Fleck bemerkt, und beim Umlegen des Stäbchen-Abschnittes auf die Seite eine Wölbung der Querfläche gesehen, welche die Ursache des bald hell bald dunkel aussehenden Fleckes abgeben musste. An der Querfläche mancher dickeren Scheiben sah ich auch einen dem Bilde im frischen Zustande, wo man durch die ganze Länge des Stäbchens hindurchsieht, gleichenden dunkeln Fleck. Wodurch derselbe erzeugt wird, muss ich unentschieden lassen. Das Bild ist so klein, dass mir eine befriedigende Erklärung vor der Hand nicht möglich erscheint. Da dieser dunkle Fleck nur an dickeren Scheiben vorkommt, an dünnen fehlt, bin ich geneigt, ihn auf Lichtbrechungsverhältnisse zurückzuführen, welche mit der Plättchenstructur zusammenhängen mögen. Einen Canal im Centrum des Stäbchens möchte ich aus dem etwas unsicheren Bilde schon deshalb nicht erschliessen, weil die Amphibienstäbe, bei denen die Grösse des Objectes eine ganz befriedigende Untersuchung zulässt, einen solchen Canal oder eine eingeschlossene Nervenfaser dem Obigen zufolge nicht erkennen lassen.

Nach den oben geschilderten Resultaten meiner Untersuchungen über die Retina der Cephalopoden wurde ich mit meinen weiteren Nachforschungen nach den Nervenendfäserchen der Retina bei den Wirbelthieren an die äussere Oberfläche der Stäbchen und Zapfen verwiesen. Hierbei drängte sich mir zunächst die Erinnerung auf, dass ich vor längerer Zeit bei Untersuchung der Retina eines Axolotl, deren ich 1867 mehrere Exemplare lebend von Paris mitgebracht hatte, eine deutliche Längsstreifung auf der Oberfläche auch der Innenglieder der Stäbchen bemerkt hatte, welche eine Fortsetzung der leistenförmigen Streifen auf der Oberfläche der Aussenglieder zu bilden schienen. Aehnliches erwähnt Hensen einmal beim Frosch gesehen zu haben. [1]) Zugleich richtete sich meine Aufmerksamkeit jetzt mit vermehrter Spannung auf die Bedeutung der eigenthümlichen kurzen feinen Fäserchen, welche ich aus der limitans externa zwischen die Stäbchen und Zapfen hinausragend, zumal bei Vögeln gesehen und gezeichnet hatte, [2]) die

1) Virchow's Archiv Bd. 39. p. 489.

2) Archiv für mikr. Anatomie. Bd. II, Taf. XI, Fig. 13.

mir neuerdings auch bei Untersuchung eines frischen menschlichen Auges aufgefallen waren (Fig. 3). Ich suchte nach Methoden die Stäbchenschicht noch vollkommener wie bisher zu conserviren, um mit voller Sicherheit ein Urtheil zu gewinnen darüber, ob isolirbare zu den Stäbchen und Zapfen in bestimmte Beziehungen tretende Fäserchen zwischen denselben und auf ihrer äusseren Oberfläche verlaufen. Bei dieser Untersuchung hatte ich wohl zu berücksichtigen, dass eine gewisse Art feinster Fasern zwischen den Stäbchen und Zapfen bereits bekannt sei, welche das gesuchte nervöse Fasersystem sicher nicht darstellt. Es sind dies die von mir beschriebenen haarfeinen Ausläufer der der Chorioides anliegenden Retina-Pigmentzellen (vulgo Pigmentepithel der Chorioides), welche z. Th. pigmenthaltig z. Th. pigmentfrei wie ein Busch feinster Wimperhaare zwischen die Stäbchen und Zapfen eingreifen, dieselben in eine Art Scheide einfassen und in der Lage erhalten, und durch ihren Pigmentgehalt natürlich zugleich für die Perceptionsvorgänge von einander isoliren. [1])

Die gewünschte vollkommene Conservirung der Stäbchen und Zapfen gelang mir bei fortgesetzten Versuchen mittelst der Ueberosmiumsäure in einer so befriedigenden Weise, dass ich auf diesem Gebiete nunmehr alles erreicht zu haben glaube, was überhaupt zu erreichen ist. Es kommt darauf an, nicht nur die Formen, sondern auch die Durchsichtigkeit und Lichtbrechungsverhältnisse der Innen- und Aussenglieder unverändert wie im Leben zu erhalten, und die Theile zu erhärten, ohne körnige Gerinnungen zu erzeugen oder zuzulassen, wie sie spontan sofort nach dem Tode auftreten. Daher ist natürlich die vollkommenste Frische der einzulegenden Präparate nothwendige Bedingung. Für den Menschen ist mir die Erfüllung derselben nur gelungen durch den gütigen Beistand meines Collegen des Professor Saemisch und des Assistenten an der chir. Klinik Dr. von Mosengeil, welche mir ersterer das enucleirte Auge eines Mannes, dem ein Steinsplitter partielle Ablösung der Netzhaut erzeugt hatte, letzterer den gesunden Bulbus einer Person übermittelte, bei welcher ein Krebs des Oberkiefers die Wegnahme des Auges nöthig machte. Beide Augen kamen warm in meine Hände und zeigten ersteres eine theilweise, letzteres eine in allen Theilen durchaus gesunde Retina. Die wässerige Lösung

1) Archiv f. mikr. A. Bd. II, Tf. XI Fig. 14 u. 15, Taf. XIV. Fig. 96.

der Ueberosmiumsäure ist am besten in concentrirter Form d. h. etwa 2 % trockene Säure enthaltend, anzuwenden, wenn die Aussenglieder gegen Quellung geschützt sein sollen. Und auch in dieser Concentration bringe ich nicht die abgelöste Retina in die Lösung, sondern lasse das Auge ungeöffnet, muss aber vor dem Einlegen die Sclera entfernen, was ich gewöhnlich bis etwas über den Aequator des Bulbus hinaus thue, den vordern Theil mit der Cornea in situ lassend. Die Ueberosmiumsäure wirkt nicht in die Tiefe und nur bei sehr dünner Sclera und bei Augen kleinerer Thiere erhärten die Stäbchen im Innern des unpräparirt eingelegten Auges in der gewünschten Weise. Schon nach wenigen Stunden ist das Präparat zur Untersuchung geeignet und wird nunmehr nach dem Auswaschen der in hohem Grade lästig auf die Respirationsorgane wirkenden Ueberosmiumsäure in Wasser unter das Mikroskop gebracht. Das Präparat verändert sich jetzt nicht mehr durch Quellung, kann aber auch unbeschadet mehrere Tage in der Säure liegen bleiben, was sich für den nicht gleich zur Untersuchung verwandten Rest des Präparates empfiehlt. Nach einigen Tagen aber nimmt man das Auge definitiv aus der Lösung und bewahrt es nach längerem Auswaschen in Wasser, in Spiritus oder in reinem Glycerin auf. Die schnelle Einwirkung der Ueberosmiumsäure, welche schon nach ganz kurzer Zeit die Isolirung der mässig erhärteten Elementartheile zulässt, ist neben den übrigen ein nicht hoch genug zu schätzender Vortheil dieser Substanz. Ein Vergleich mit ihrer Hülfe dargestellter Retinapräparate mit anderen durch Chromsäure, doppelt chromsaurem Kali oder Müller'scher Flüssigkeit erhärteter wird, sowie es sich um die Untersuchung elementarer Structuren mittelst sehr starker Vergrösserungen handelt, Jedem den ungeheuren Vorzug der Ueberosmiumsäure-Präparate lehren.

An Präparaten menschlicher Retina, welche auf die angegebene Weise dargestellt sind, isoliren sich beim Zerzupfen kleiner Stücke leicht dünne Plättchen der äusseren Körnerschicht mit limitans externa und Stäbchen und Zapfen. Wählt man zur Untersuchung derselben eine lichtstarke 800—1000fache Vergrösserung, wie sie mittelst der Immersionslinsen zu erreichen ist, so bemerkt man oft an Stellen wo über der limitans externa Stäbchen oder Zapfen ausgefallen sind, einen dichten Besatz kurzer feiner Fäserchen wie Wimperhaare hervorragen, alle von fast genau gleicher Länge. Die limitans selbst bietet an solchen Präparaten ein höchst

merkwürdiges bis dahin unbeachtet gebliebenes Aussehen. Die bei schwächerer Vergrösserung und an dickern Schnitten continuirlich aussehende Linie zeigt sich nämlich zusammengesetzt aus einer einfachen Reihe feiner glänzender Punkte, von welchen die erwähnten frei vorstehenden Fäserchen ausgehen (Fig. 4 u. 5). Wo die Stäbchen und Zapfen in situ erhalten sind, bemerkt man eine eigenthümliche Beziehung der Punkte zu den Basen der Stäbchen und Zapfen, der Art nämlich, dass sie sich hier jedesmal an den Rändern zusammendrängen. So entsteht hier für die schwächere Vergrösserung das Bild, wie ich es früher gezeichnet habe [1]), nämlich das Ansehen eines glänzenden Kornes am rechten und linken Rande jeden Stäbchens und Zapfens. Dies erklärt sich aus der Seitenansicht der in einem Kreise um die Basis jedes dieser letzteren stehenden Punkte. Die Flächenansichten der limitans externa zeigen denn auch auf das deutlichste die Kreise selbst, grösser für die Basis eines Zapfens, kleiner für die der Stäbchen, erstere etwa aus 40, letztere aus 8 bis 10 Punkten bestehend (Fig. 6). Das Innere dieser Kreise, welches dem Körper der Stäbchen und Zapfen entspricht, wo sie breit der limitans aufsitzen, ist frei von jeder Punktirung.

Natürlich war ich nach diesen Befunden bestrebt, das Verhältniss der frei aus den Punkten wie aus Löchern der limitans externa hervorragend gesehenen Fäserchen zu den Stäbchen und Zapfen selbst auszumitteln. Dies glückte bei Anwendung schiefen Lichtes in durchaus befriedigender Weise. Alle gut erhaltenen Zapfenkörper oder Innenglieder der Zapfen lassen nämlich auf ihrer Oberfläche eine ausserordentlich feine, haarscharf gezeichnete Streifung erkennen, deren Anfang in die Punkte der limitans externa fällt, deren Linien am dicksten Theil des Zapfens am weitesten von einander abstehen und gegen die Spitze zusammenlaufen. Diese Streifung beruht auf den mit der Oberfläche der Zapfen verbundenen feinen Fäserchen, welche aus den Punkten (Löchern) der limitans externa austreten. Dies wird direct bewiesen durch eine Vergleichung isolirter, von der limitans externa abgelöster Zapfen, wie sie in jedem Zerzupfungspräparat immer in grosser Menge umherschwimmen (Fig. 7, 8, 9, 10), mit solchen Stellen der limitans, wo Zapfen abgelöst sind.

---

1) Archiv f. mikr. A. Bd. II. Taf. X, Fig. 1 u. 2 aa.

Aus letzterer ragen feine Fäserchen hervor, wie oben angegeben wurde, alle von geringer und gleicher Länge, an Zahl den Punkten der limitans entsprechend, erstere, die abgelösten Zapfen, zeigen alle die erwähnte Streifung, aber meistens nicht von ihrer Basis sondern erst von einer Stelle an, deren Abstand von der basalen Fläche genau der Länge der gewöhnlich auf der limitans sitzenbleibenden Fäserchen entspricht. Unzweifelhaft sind die aus der limitans hervorragenden isolirbaren Fäserchen dieselben, welche im weiteren Verlaufe auf der Oberfläche des Zapfenkörpers festwachsen, und mit ihm verbunden bleiben.

Die Entfernung dieser Fäserchen von einander auf der Zapfenoberfläche ist so gering, dass etwa 40—50 im Umkreise eines jeden Zapfens Platz haben. Mit Hülfe des schiefen Lichtes und der Immersionssysteme 15 von Hartnack oder IX von Gundlach sind sie haarscharf deutlich zu machen und zu zählen, natürlich bei der Rundung der flaschenförmigen Zapfenkörper nur auf eine gewisse Strecke. Hier konnte ich mehrfach 14—16 Einzellinien zählen. Ihre Entfernung von einander ist an der dicksten Stelle des Zapfens kaum grösser als 0,0004 mm., d. h. 0,4 Mik., kommt also der Enfernung der Streifen mancher der schwierigsten Probeobjecte (z. B. Nitzschia linearis) gleich.

Nicht alle Zapfen der menschlichen Netzhaut haben die gleiche Gestalt und Dicke. In der Gegend der Peripherie der Netzhaut finde ich die Zapfenkörper kürzer und dicker (Fig. 5) als im Aequator (Fig. 4) und im Hintergrunde des Auges. Sehr schlank und viel dünner werden bekanntlich die Zapfen am gelben Fleck. Bei Zapfen aller dieser verschiedenen Gegenden ist es mir gelungen, die feine Streifung der Oberfläche deutlich zu sehen. Die Streifen stehen am weitesten voneinander bei den dicksten, am engsten bei einander an den Zapfen des gelben Fleckes. Ich muss es aber dahingestellt sein lassen, ob die Zahl der Streifen auf diesen Zapfen verschiedener Dimensionen dieselbe bleibt. An den dünnsten Zapfen der macula lutea und fovea centralis habe ich überhaupt Streifung nicht mehr erkennen können.

Die Streifung ist nicht immer genau der Längsaxe des Zapfenkörpers parallel, ich habe häufig Zapfen gesehen, deren Oberfläche in der Richtung einer langgezogenen Spirale gestreift war (Fig. 4z, Fig. 8), ähnlich dem Verhalten an den Aussengliedern der Frosch- und Tritonen-Stäbchen.

Dass die Streifung nur die Oberfläche des Zapfenkörpers einnimmt, und nicht auf Faserung auch des Zapfen-Innern beruht, ist am isolirten Zapfen mit voller Deutlichkeit wahrzunehmen. Ueberzeugend in dieser Richtung ist auch das Bild, welches man erhält bei Flächenansichten der limitans externa, sei es dass die Zapfen abgelöst sind, oder noch festsitzen. Die Flächenansichten zeigen, wie erwähnt, in Kreisen angeordnete feine Punkte, welche dieselben sind, aus denen wir die feinen Fäserchen hervortreten sahen. Der Durchmesser der grösseren dieser Kreise entspricht den Zapfenkörpern, deren Inneres auch bei dieser Ansicht immer homogen aussieht, während an der Peripherie die Punktirung mit der grössten Schärfe hervortritt und eine Zählung zulässt.

An solchen Präparaten bemerkt man zahlreiche kleinere punktirte Kreise zwischen den grösseren, es sind dies die Querschnitte der Stäbchen-Basis (Fig. 6). Auch diese Kreise sind zusammengesetzt aus einer gewissen, wie es scheint in allen Theilen der Retina sich wesentlich gleichbleibenden Zahl von Punkten, die ich auf 8—12 schätze. Wie bei den Zapfen entsprechen diese Punkte Durchtrittsstellen von Fäserchen, welche wie bei den Zapfen auf der Oberfläche der sogenannten Innenglieder verlaufen. Bei guter Conservirung und Anwendung klarer 1000—1500 mal. Vergrösserungen lässt sich nämlich auf der Oberfläche auch aller Stäbchen-Innenglieder eine parallele Streifung erkennen, welche bis dahin der Beobachtung entgangen war. Die Streifung verläuft entweder der Axe parallel oder häufig in langgezogener Spirale um das Innenglied (Fig. 5, 12). Bei den an Zerzupfungs-Präparaten oft vorkommenden Verbiegungen der Innenglieder lässt sich, zumal wenn die Aussenglieder abgefallen sind, sehr leicht ein Querschnittsbild in verschiedenen Höhen gewinnen. An solchen sieht man wieder, wie bei den Zapfen, die Fasern auf das deutlichste nur die Oberfläche einnehmend, nie in der Substanz des Innengliedes selbst. Endlich lösen sich auch hier die Fäserchen an der Basis manchmal in Verbindung mit der limitans externa ab. Auch sah ich Innenglieder, welche in der Mitte durchgerissen waren, an denen die Fasern der Oberfläche eine Strecke weit frei über die Rissstelle hinausragten (Fig. 13y). Die Selbstständigkeit der Fasern ist demgemäss unzweifelhaft. Sie lassen sich aber noch weiter bis auf die Aussenglieder verfolgen.

Die Frage, wie die in Rede stehenden feinen Fasern, welche die limitans externa durchbrechen und auf der Oberfläche der Stäb-

chen und Zapfen liegen, sich in ihrem weitern Verlaufe zu den Aussengliedern verhalten, musste von der höchsten Wichtigkeit erscheinen. Denn wenn, wie gemäss den Befunden bei den Cephalopoden und Heteropoden in hohem Grade wahrscheinlich ist, die feinen Fäserchen die Endausläufer der Sehnervenfasern sind, und die Aussenglieder nach den oben angestellten Betrachtungen Organe darstellen, in welchen die Bewegung, auf welcher das Licht beruht, die zur Umwandlung in Nervenleitung, also zur Reizung der Sehnervenfasern nöthige und möglichst günstige Form annehmen soll; so kommt Alles darauf an, das Verhalten beider zu einander, so weit das Mikroskop darüber Aufschluss zu geben vermag, genau kennen zu lernen.

Bei den Zapfen der menschlichen Netzhaut sind die Fasern der Oberfläche so zahlreich, dass an dem verschmälerten Ende des Innengliedes, an welches das Aussenglied sich ansetzt, und zu welchem die Fäserchen convergirend zusammenlaufen, die Einzelfäserchen zu einer continuirlichen Hülle verschmolzen zu sein scheinen. Bekanntlich löst sich bei Präparationen der Retina gewöhnlich ein Theil der Aussenglieder ab. Ein anderer Theil, wenn auch noch so gut conservirt, bricht in der Quere ab oder zerfällt in Plättchen und haftet dann nur noch theilweise am Innengliede. Den Zapfenaussengliedern kommt die Neigung zum lamellösen Zerfall in noch viel höherem Grade zu als denen der Stäbchen. Die grosse Mannigfaltigkeit im Conservirungszustande der Zapfenaussenglieder meiner menschlichen Retina-Präparate hat mir eine Menge Bilder vor Augen geführt, welche auf das Ueberzeugendste beweisen, dass aus der faserigen Hülle des Innengliedes eine zarte conische Röhre hervorgeht, innerhalb welcher die starklichtbrechende Substanz des Aussengliedes lagert (vergl. besonders Fig. 7, 8, 9, 10, 14z″, ferner Fig. 17 vom Falken).

Ist bei den Zapfen wegen des geringen Dicken-Durchmessers der Aussenglieder und der grossen Zahl auf ihre Oberfläche übertretender Fasern eine Wahrnehmung der einzelnen vorläufig nicht möglich, so stellt sich an den Stäbchen das Verhältniss günstiger heraus. An Stäbchen, deren Aussenglied abgefallen war, sah ich fast regelmässig eine verschwindend durchsichtige kurze röhrenartige Verlängerung des Innengliedes über die Stelle hinaus, wo sich das Aussenglied abgelöst hatte (Fig. 4s′, 13s′). Diese Verlängerung bestand aus den 8—12 Oberflächenfasern, welche eine kurze Strecke

frei über das conservirte Innenglied hinausragten, einen Faserkorb bildend, aus welchem das Aussenglied herausgefallen war. Dies beweist, dass die Fasern der Oberfläche des Innengliedes sich wenigstens noch auf eine kurze Strecke isolirbar auf das Aussenglied fortsetzen. Aussenglieder, welche abgefallen sind, zeigen dann weiter eine grade oder spirale Längsstreifung, ganz ähnlich wie die Innenglieder, und im Zusammenhang conservirte Aussen- und Innenglieder lassen erkennen, dass die Streifung der ersteren eine Fortsetzung der Streifung der letzteren ist.

Durch diese Beobachtungen ist denn auch die Art der Verbindung von Innen- und Aussengliedern genügend erklärt. Beide hängen wesentlich durch die Rindenfasern unter einander zusammen. Sind diese zerrissen oder zerstört, wie dies durch geringe Gewalten, Quellung etc. geschieht, so fallen die Aussenglieder ab.

Sehr deutlich ist an den in Ueberosmiumsäure conservirten Stäbchen des Menschen zu beobachten, dass die Fasern der Oberfläche des Innengliedes etwas näher zusammenrücken, bevor sie auf das Aussenglied übertreten. Letzteres ist, wie schon H. Müller beobachtete, etwas dünner als das Innenglied (Fig. 14).

Eine Frage von der grössten Wichtigkeit ist die, wie sich die Fasern, welche aus der limitans externa hervortreten und auf die Oberfläche der Stäbchen und Zapfen sich auflegen, innerhalb der äusseren Körnerschicht verhalten. An die kreisförmig stehenden Punkte der limitans, aus denen die Fäserchen nach aussen hervorgehen, schliesst sich stets nach innen an die verbreiterte Ansatzstelle der Stäbchen- oder Zapfenfaser (Fig. 5, 11, 14). Das Bild, wie ich es früher für den Zusammenhang gezeichnet habe, ist genau richtig. Man hat nur der an der limitans sich verbreiternden Stäbchenfaser eine Summe isolirt hervortretender, die limitans für sich durchbohrender Fibrillen hinzuzufügen, welche sich der Basis des Innengliedes anlegen, dieses umfassend, so ist die Uebereinstimmung mit den neuen Beobachtungen vorhanden. Da ich nun weiter mit Hülfe der starken Vergrösserungen mich neuerdings überzeugt habe, dass die Stäbchenfasern in der äussern Körnerschicht immerhin noch eine solche Dicke besitzen, dass die Annahme einer Zusammensetznng derselben aus je 8—12 Primitivfibrillen möglich erscheint, für die Zapfenfasern aber ihre Zusammensetzung aus einer grössern Zahl feinster Fibrillen bereits früher von mir aus ihrem feinstreifigen Aussehen erschlossen worden ist, so liegt die Annah-

me nahe, dass die neu entdeckten auf der Oberfläche der Stäbchen und Zapfen verlaufenden Fasern aus einer Theilung der bekannten Stäbchen und Zapfenfasern hervorgehen. Andererseits sprechen manche meiner Beobachtungen zumal bei Thieren dafür, dass die in Rede stehenden feinsten Fasern innerhalb der äusseren Körnerschicht selbstständig verlaufen. Dann würde die in der Stäbchenschicht von mir beschriebene Complication, bestehend in der Verbindung der Stäbe und Zapfen mit auf ihrer Oberfläche verlaufenden Nervenfasern, auch für die äussere Körnerschicht Geltung haben, und die Analogie der äusseren Schichten der Retina (der musivischen nach Henle) mit denjenigen Epithelien der Sinnesorgane hergestellt sein, in welchen nicht nervöse Epithelzellen mit Nervenfibrillen abwechseln (Nase, Zunge, Haut, Ohr). Bei dieser Annahme würde dann auch die durch H. Müller u. A. constatirte Persistenz der Stäbchen und Zapfen bei Atrophie des Sehnerven bei Menschen, welche Krause bei Thieren nach Durchschneidung des nervus opticus bestätigte, eine Erklärung finden, indem der centrale, bisher allein bekannte Theil der Endorgane der Sehnervenfasern erhalten bleiben könnte, auch wenn die Nervenfäserchen der Hülle schwänden [1]).

Was hier von dem Fasersysteme an der Oberfläche der Stäb-

---

1) Meine Beobachtungen geben nur unvollständige Auskunft über den Verbleib der in Rede stehenden Fäserchen innerhalb der äusseren Körnerschicht. Sie sprechen z. Th. für einen selbstständigen Verlauf derselben, unabhängig von den bisher bekannten Stäbchen- und Zapfenfasern. Bei Anwendung des schiefen Lichtes und Vergrösserungen, welche über 1000 gehen, tauchen innerhalb der äusseren Körnerschicht feine Strichelungen auf, welche auf feinste Fäserchen deuten. Aber auch die Zapfenfasern sind fibrillär zusammengesetzt, und die Varikositäten derselben, welche ich an den Zapfenfasern des gelben Fleckes jetzt von Neuem auf das Deutlichste gesehen und von einem Auge Fig. 11a, von einem anderen Fig. 11A gezeichnet habe, lassen zunächst keinen Zweifel bei mir aufkommen, dass es Nervenfasern nach Art der Axencylinder seien, mit denen wir es hier zu thun haben. Die abweichende Zusammensetzung der äusseren Körnerschicht bei vielen Wirbelthieren, auf welche ich in meiner Arbeit im 2. Bande dieses Archivs an vielen Stellen aufmerksam gemacht habe, würde Anhaltspunkte genug bieten, der von mir schon früher einmal vertheidigten Ansicht, welche neuerdings Krause zu der seinigen gemacht hat, zuzustimmen, dass die dicken Zapfenfasern z. B. der Tritonen Fig. 26, und ebenso vieler anderer Thiere nicht nervös, sondern erst von feinsten Nervenfasern umgeben seien.

chen und Zapfen des Menschen berichtet worden, habe ich im Wesentlichen in gleicher Weise an den entsprechenden Elementen der Netzhaut der Säugethiere, Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische beobachtet (man vergleiche unten die Figurenerklärung). Die Hauptsache ist, dass überall die dreifache Zusammensetzung der percipirenden Schicht aus 1) lamellösen Stäben, 2) feinsten sie umhüllenden Fasern (Nervenendfäserchen) und 3) Pigment in Form von Scheiden um die Stäbe und Nervenfasern vorkommt, und dass dadurch die bisher fehlende Uebereinstimmung im Bau der percipirenden Schicht der wirbellosen und der Wirbelthiere bis ins Feinste nachgewiesen ist. Hiermit eröffnet sich denn auch die Aussicht auf eine das Sehen aller Thiere in gleicher Weise erläuternde Betrachtung. Gemäss den im Anfang dargelegten Sätzen würden die Grundzüge einer solchen gegeben sein in dem Nachweis der Verbindung lamellös geschichteter Hülfs- und Uebertragungsapparate mit anliegenden oder eingeschlossenen feinsten Nervenfasern, zu denen dann noch das umhüllende und störendes Licht absorbirende Pigment hinzukäme. Im Einzelnen bleibt freilich der anatomischen Forschung noch ein sehr weites Feld übrig. Leider reichen vor der Hand unsere Mikroskope nicht so weit, um die vielen sich neu aufdrängenden Fragen nach den näheren Beziehungen der Nervenfasern zu den Plättchen der Stäbe und Zapfen, und nach den immer nur erst oberflächlich bekannten Schichtungsverhältnissen der Aussenglieder schon jetzt erledigen zu können. Den vereinten Bemühungen der Optiker und Mikroskopiker wird jedoch hoffentlich auch hier noch mancher Schritt vorwärts gelingen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Bei sämmtlichen Figuren bedeuten
- a äussere Körnerschicht,
- l limitans externa,
- s′ Stäbchen-Innenglied,
- s″ Stäbchen-Aussenglied,
- z′ Zapfen-Innenglied (Zapfenkörper),
- z″ Zapfen-Aussenglied (Zapfenstäbchen).

Sämmtliche Figuren sind, wenn nichts Besonderes angegeben ist, bei 1000—1500maliger Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 1. Scheibchen von den Aussengliedern der Stäbe von Triton cristatus nach Erhärtung in Osmiumsäure abgesprengt und von der Fläche gesehen, y schief gelagert. Die dicksten Scheiben sind fast undurchsichtig schwarz, die dünnsten farblos, die meisten sind annähernd kreisrund, manche oval, andere viereckig oder dreieckig mit abgerundeten Ecken, halbmondförmig oder unregelmässig ausgerandet. Einspringende Winkel wie bei x kommen nicht selten vor.

» » a. Scheibchen bei 2000mal. Vergröss. gezeichnet;

» » b. ein solches, an welchem von einer oberen Schicht ein Kreisausschnitt ausgefallen ist, während die untere Schicht an diesem Verlust nicht theilgenommen hat.

Fig. 1 A. Scheiben von Froschstäbchen von ganz ähnlichen Gestalten wie bei Triton, nur etwas kleiner.

Fig. 1 B. Scheiben der Stäbchen vom Meerschweinchen.

Fig. 2. Aussenglied von Triton cristatus frisch in Serum.

» » a. Stäbchen von Triton cristatus nach kurzer Einwirkung von Osmiumsäure: a kernhaltiger Theil desselben in der äusseren Körnerschicht; im Innenglied s' eine Combination von zwei das Licht verschieden brechenden und in Osmiumsäure sich verschieden färbenden Substanzen in Form einer biconvexen und einer planconcaven Linse. Erstere passt genau in die Concavität letzterer, nimmt aber nicht die ganze Breite (Dicke) des Innengliedes ein. Sie ist isolirbar.

» » b. Zapfen derselben Retina. Statt der wunderbaren Doppellinse findet sich bei den Zapfen nur eine planconvexe, parabolisch gekrümmte Linse im Innenglied. (Vergl. über diese von Krause früher Optikus-Ellipsoid genannte, von mir als linsenförmige Körper bezeichneten Gebilde dieses Archivs Bd. III, pag. 220. Dieselben kommen bei sehr vielen Thieren vor, scheinen aber Säugethieren und Menschen zu fehlen. Offenbar üben dieselben einen sehr wesentlichen Einfluss aus auf den Gang der Lichtstrahlen, bevor dieselben in das Aussenglied eintreten.)

» » c. und d. Zwillingszapfen von Triton cristatus. In diesen besitzt nur die eine Abtheilung den linsenförmigen Körper. Die Grenze zwischen Aussenglied und Innenglied fällt bei diesen Zwillingszapfen nie in eine Ebene, vielmehr liegt die Grenze bei dem Theil mit linsenförmigem Körper stets weiter rückwärts.

Fig. 3. Stäbchen und Theil der äusseren Körnerschicht von einem in schwächerer Osmiumsäure-Lösung conservirten menschlichen Auge, die Aussenglieder sind geschrumpft, aber die feinen über die limitans externa hinausragenden Fäserchen, deren Verhältniss zu den Stäbchen und Zapfen bis dahin unbekannt blieb, sind hier sichtbar. Vergröss. 500.

Fig. 4. Stäbchen und Zapfen der menschl. Retina in Verbindung mit einem

Theile der äusseren Körnerschicht, aus der limitans externa ragen feine Fäserchen hervor, stellenweise isolirt, stellenweise auf der Oberfläche der Stäbchen und Zapfen-Innenglieder. Auf der Oberfläche des Zapfen z verlaufen diese in der Richtung einer langgezogenen Spirale.

Fig. 5. Dasselbe aus einem mehr peripherischen Theile der Retina, die Aussenglieder fehlen hier sämmtlich.

Fig. 6. Flächenansicht der limitans externa vom Menschen. Die Punkte sind die Durchtrittsstellen der Fäserchen.

Fig. 7, 8, 9, 10. Abgelöste Zapfen der menschlichen Retina bei 2000mal. Vergrösserung. Die Faserung der Oberfläche ist an der Basis nur soweit erhalten, als die Fasern nicht auf der limitans ext. sitzen zu bleiben pflegen. Aus der Oberfläche des verschmälerten Zapfenendes erhebt sich ein zartes Rohr, in dessen Innerem das Aussenglied eingeschlossen liegt; von diesem letzteren ist in Fig. 7 nur noch ein kleiner Rest, wenige Plättchen der Spitze, erhalten; in Fig. 8 ist mehr von dem Aussenglied zu sehen; in Fig. 9 hat sich dasselbe als Ganzes abgelöst, ist aber in der Scheide sitzen geblieben, aber aus der ursprünglichen Lage auch in sofern verschoben, als es dem Beobachter seine Basis zukehrt, folglich verkürzt gesehen wird; in Fig. 10 fehlt das Aussenglied ganz.

Fig. 11. Zwei Zapfen der Umgegend des gelben Fleckes und ein Stäbchen in Verbindung mit den bekannten sehr langen Zapfenfasern dieser Gegend. a′ ebensolche Zapfenfasern mit exquisiten spindelförmigen Varikositäten.

Fig. 11 A. Zapfen aus der Gegend des gelben Fleckes von einem anderen, in weniger concentrirter Osmiumsäure conservirten menschlichen Auge mit langer, sehr entwickelte Varikositäten zeigenden Zapfenfaser bei 400facher Vergr.

Fig. 12. Zwei Stäbchen der menschl. Retina mit den Oberflächenfasern auch auf den Aussengliedern, deren eins nur in einem kurzen Stückchen erhalten, dann abgebrochen ist. Ueber die Bruchstelle ragen feine Fäserchen hinaus.

Fig. 13. Stäbchen-Innenglieder ebendaher, in Verbindung mit einem Theil der äusseren Körnerschicht; s aufgebogen, so dass die Oberflächenfasern im Querschnitt gesehen werden; s′ die Fäserchen ragen an der Stelle, wo das Aussenglied abgelöst ist, frei hervor; y das Innenglied ist durchgerissen, die Fäserchen der Oberfläche lassen sich eine Strecke weit frei über die Rissstelle verfolgen.

Fig. 14. Stäbchen und Zapfen vom Menschen ungefähr aus der Gegend des Aequators des Auges, in ihrem Grössenverhältniss zu einander und mit den Aussengliedern, von denen das des Zapfens, wie auch an den bestconservirten Präparaten fast immer zu sehen, in Plättchen zerfallen, das des Stäbchens noch in vollem inneren Zusammenhange ist. Die Ebene, in welchem die Innenglieder in die Aus-

senglieder übergehen, ist, wie hier gezeichnet, so durchweg, bei den Zapfen mehr nach vorn gelegen als bei den Stäbchen. Auch hier ist an der Basis des Zapfens ein Theil der Fäserchen abgeplatzt, wie man dies sehr häufig sieht.

Fig. 15. Stäbchen vom Schaaf mit einem Theile der äusseren Körnerschicht. Die feinen Fasern der Oberfläche sind, wo das Aussenglied abgebrochen, eine Strecke frei sichtbar.

Fig. 16. Stäbchen vom Meerschweinchen, über die limitans externa l ragen Bündel feiner Fäserchen; z′ vielleicht ein Zapfeninnenglied, wenig verschieden von dem der Stäbchen.

Fig. 17. Von der Retina des Falken (falco buteo). Die Zapfen z zeigen die feine aus der äusseren Körnerschicht a aufsteigende Faserung. Aus derselben entwickelt sich eine die Aussenglieder z″ einhüllende Scheide. Erstere sind in Plättchen zerfallen, welche in Gruppen zusammenhängend und aus der Lage geschoben sehr auffallende Anordnungen zeigen. zz Zwillingszapfen. Von Stäbchen sind in s′ drei Innenglieder dargestellt, um den eigenthümlichen Apparat zu zeigen, welcher das äussere Ende des Innengliedes einnimmt und nach Art einer Linsencombination, wie bei Triton (Fig. 2), einen Einfluss auf den Gang der Lichtstrahlen auszuüben bestimmt scheint. Es sind zwei getrennte Körper, einer grösser, ähnlich der parabolisch gekrümmten Linse in den Zapfen, aber an der Kuppe abgestutzt durch eine Concavität, in welche sich ein kleiner kugliger oder conischer Körper einfügt. An dem in s″ dargestellten Stücke eines Aussengliedes hängen oberflächlich ovale Pigmentkörper in Längsreihen an. Diese Anordnung ist an Stäbchen, die ohne jede Spur von Quellung und in Zusammenhang mit der Pigmentscheide erhärtet sind, bei Vögeln und beim Frosch sehr deutlich ausgesprochen. Es macht ganz den Eindruck, als wenn die Pigmentkörnchen-Reihen den Furchen der Oberfläche der Aussenglieder sich anschlössen, in denen vermuthlich auch die feinen Nervenfasern liegen, welche vom Innenglied auf das Aussenglied übertreten.

Fig. 18. Stäbchen und Zapfen der Taube. Die Fäserchen, welche aus der limitans externa hinausragen, sind grösstentheils von der Oberfläche der Zapfen z′ abgeplatzt, die Streifung auf dem übrigen Theile der Zapfen ist nicht deutlich ausgeprägt. Im Stäbcheninnenglied s′ ist wieder die Linsencombination sichtbar.

Fig. 19. Huhn. Zapfen mit kugligem gefärbtem Fetttropfen und mit längsovaler Linse, Stäbchen s′ und s″ mit der schon in Fig. 17 beschriebenen Linsencombination. In dem ohne Aussenglied gezeichneten Stäbchen ist die vordere kugelförmige Linse isolirt dargestellt, sie hatte sich von der hinteren abgehoben.

[illegible] der übrigen Stäbchen ist, [illegible] so durch-weg, bei den Zapfen [illegible] gelegen als bei den Stäbchen. Auch hier ist an der Basis des Zapfens ein Theil des Fäserchens abgerissen, wie man dies sehr häufig sieht.

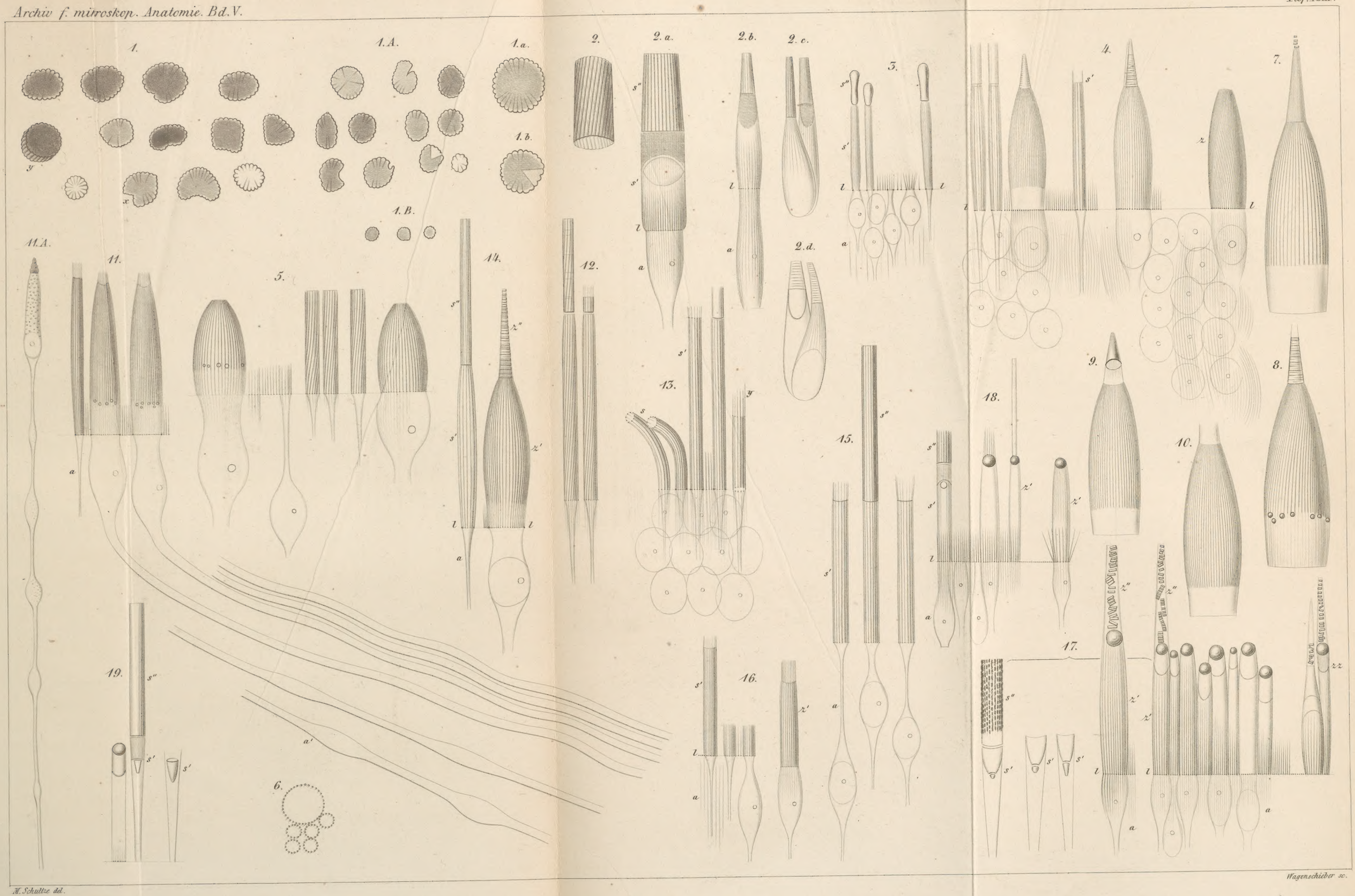
Fig. 15. Stäbchen vom Seehund mit einem Stück der äusseren Körnerschicht. Die feinen Fasern der [illegible] sind, wo das Aussenglied abgebrochen, eine Strecke weit sichtbar.

Fig. 16. Stäbchen vom Meerschweinchen, über die limitans externa [illegible] Bündel feiner Fäserchen, z' z' deutet ein Zapfeninnenglied, wenig verschieden von dem der Stäbchen.

Fig. 17. Von der Retina des [illegible] (falco buteo). Die Zapfen z zeigen die [illegible] aus der äusseren Körnerschicht z aufsteigende Faserung. Aus denselben [illegible] die Aussenglieder z'' einhüllende Scheide. Letztere sind [illegible] zerfallen, welche in Gruppen [illegible] [illegible] und [illegible] geschehen sehr auffallende Anordnungen zeigen, [illegible]. Vier Stäbchen sind in s' drei Innenglieder dargestellt, um den eigenthümlichen Apparat zu zeigen, welcher das äussere Ende des Innengliedes einnimmt und nach Art einer Linsencombination, wie bei Triton (Fig. 2), einen Einfluss auf den Gang der Lichtstrahlen wesentlich bestimmt. Es sind zwei getrennte Körper, einer [illegible], ähnlich der parabolisch geformten Linse in den Zapfen, aber an der Kuppe abgestutzt durch eine Concavität, in welche sich ein kleiner kugliger oder conischer Körper einfügt. An dem in s' dargestellten Stücke eines Aussengliedes hängen oberflächlich [illegible] Pigmentkörnchen [illegible]. Diese Anordnung ist an Stäbchen [illegible] ohne [illegible] von Quellung und in Zusammenhang mit der Pigmentschicht erhärtet sind, bei Vögeln und beim Frosch sehr deutlich ausgesprochen. Es macht ganz den Eindruck, als wenn die Pigmentkörnchen Reihen den Furchen der Oberfläche der Aussenglieder sich anschlössen, in denen vermuthlich auch die feinen Nervenfasern liegen, welche vom Innenglied auf das Aussenglied übertreten.

Fig. 18. Stäbchen und Zapfen der Taube. Die Fäserchen, welche aus der [illegible] sind grösstentheils von der Oberfläche der Zapfen z' abgelöst, die Streifung auf dem übrigen Theile der Zapfen ist nicht deutlich ausgeprägt. Im Stäbcheninnenglied s' ist wieder die Linsencombination sichtbar.

Fig. 19. Huhn. Zapfen mit kugligem gefärbtem Fetttropfen und mit länglichen [illegible], Stäbchen s' und s'' mit der schon in Fig. 17 beschriebenen Linsencombination. In dem ohne Aussenglied gezeichneten Stäbchen ist die vordere [illegible] Linse isolirt dargestellt, sie hatte sich von der hinteren abgehoben.



M. Schultze del.

Wagenschieber sc.